



REVISÃO

Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa

Dario Palhares^{1*}, Augusto César Franco² e Lilian Beatriz Penteado Zaidan¹

Recebido: 08 de outubro de 2009

Recebido após revisão: 01 de fevereiro de 2010

Aceito: 11 de março de 2010

Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1399>

RESUMO: (Respostas fotossintéticas de plantas do cerrado nas estações seca e chuvosa). A diversidade da relação entre o clima e o solo do Cerrado está relacionada à complexidade de respostas fotossintéticas e de relações hídricas nas espécies vegetais adaptadas a tal ambiente. O trabalho apresenta um resumo das respostas fotossintéticas das plantas do Cerrado relativamente às estações seca e chuvosa. Muitas espécies reduzem as taxas de transpiração e de assimilação de carbono, enquanto outras mantêm seu desempenho semelhante ao da estação chuvosa. Fotoinibição não é comumente documentada. Algumas espécies arbóreas são capazes de redistribuição hídrica, o que pode melhorar as condições do solo durante a estação seca.

Palavras-chave: transpiração, potencial hídrico, sempre-verdes, decíduas, savanas.

ABSTRACT: (Photosynthetic responses of Cerrado plants during the rainy and dry seasons). The diversity of combinations of microclimates and the soils of Cerrado is related to the complexity of photosynthetic and hydric responses of the plant species adapted to such environment. The present work reviews photosynthetic responses of Cerrado plant species related to the dry and the rainy seasons. During the dry season, many species reduce the carbon assimilation rate and the transpiration rate, while others keep the same performance as in the rainy season. Photoinhibition is not seen among the species. Some trees are able to hydraulic lifting, which can eventually ameliorate the soil condition during the dry season.

Key words: transpiration, water potential, evergreen, deciduous, savannahs.

INTRODUÇÃO

Savanas são formações vegetais compostas de um estrato arbóreo/arbustivo laxo associado a um estrato herbáceo, crescendo em um ambiente submetido a secas sazonais e cuja vegetação é adaptada a sobreviver a queimadas naturais recorrentes (Mistry 2000). Entre as formações savânicas do mundo, o Cerrado se destaca como um dos grandes centros de biodiversidade, com uma flora diversificada e rica em espécies endêmicas. Ocupa a porção central da América do Sul e apresenta áreas de transição com outros biomas desse continente: a Mata Atlântica, a Floresta Amazônica, a Caatinga e o Pantanal. Como em toda savana, a vegetação é exposta a altas irradiâncias (1500 a $2500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), altas temperaturas (25 - 40°C ao meio-dia) e, na estação seca, baixa (10 - 20%) umidade relativa do ar (Macedo & Maciel 1984, Franco 2004).

O Cerrado se desenvolve em uma diversidade de solos, que variam de rasos e pedregosos a latossolos argilosos profundos (Rawitscher *et al.* 1943, Rawitscher 1948, Felfili *et al.* 1998). Além disso, a topografia do terreno é heterogênea, com regiões de relevo suave, de chapadas e de morros (Ruggiero *et al.* 2006). Em geral, os solos dos Cerrados são bem drenados, e a seca é o principal fator anual de estresse ambiental. Porém, existem pequenas áreas no Cerrado, geralmente em regiões próximas a rios, que se caracterizam por uma hipsazonalidade, ou seja, estresses hídricos diametralmente opostos: déficit hídrico durante a seca e alagamento durante a estação

chuvosa (Amorim & Batalha 2006, Ciancaruso & Batalha 2009). Da complexa interação entre o clima, o tipo de solo e a frequência com que o fogo acomete uma dada microrregião surgem as diversas fitofisionomias do Cerrado: campo limpo, campo sujo, cerrado senso estrito e cerradão, nomeadas empiricamente conforme a maior densidade de plantas lenhosas (Ruggiero *et al.* 2006). Dentre os modelos teóricos que tentam explicar a dinâmica fitofisionômica do Cerrado, a disponibilidade de água no solo desponta como a principal variável. Estudos de fragmentos de cerrado documentaram estreita relação entre a fitofisionomia e a fitossociologia com a disponibilidade de água, em função do tipo de solo, da topografia do local e da profundidade do lençol freático (Cardoso-Leite *et al.* 2005, Costa & Araújo 2007). Assim, decorre que a disponibilidade de água é o fator predominante para a distribuição da vegetação em escala regional, analogamente ao que se observa em nível mundial (Schulze 1986).

ADAPTAÇÕES ÀS CONDIÇÕES AMBIENTAIS DO CERRADO

A complexidade da relação entre o clima e o solo do Cerrado está relacionada à diversidade das respostas fotossintéticas e das relações hídricas nas espécies vegetais adaptadas a tal ambiente. Em geral, as plantas jovens têm de suportar o sombreamento, a escassez sazonal de água nas camadas mais superficiais do solo e as queimadas

1. Instituto de Botânica de São Paulo. São Paulo, SP, Brasil.

2. Universidade de Brasília. Brasília, DF, Brasil.

* Autor para contato. E-mail: dariompm@unb.br

recorrentes (Mazzei *et al.* 1998, Rezende *et al.* 1998, Salgado *et al.* 2001, Felfili *et al.* 1999, Salgado *et al.* 2001, Ramos *et al.* 2002, Ronquim *et al.* 2003). Por outro lado, as plantas adultas estão expostas a altos níveis de irradiação solar, mas possuem um sistema radicular mais extenso e que, em muitos casos, penetra nas camadas mais profundas do solo. Essas, por permanecerem úmidas ao longo do ano, asseguram uma fonte de água estável para as plantas, minimizando os efeitos do déficit hídrico sazonal (Nardoto *et al.* 1998, Hoffman *et al.* 2004). Evidentemente, a disponibilidade de nutrientes pode alterar o perfil das respostas fisiológicas às vicissitudes do ambiente Cerrado. Os poucos os estudos experimentais de fertilização em áreas naturais de cerrado indicam que espécies lenhosas do cerrado respondem à adubação do solo com nitrogênio e/ou fósforo. (Bucci *et al.* 2006, Scholz *et al.* 2006).

As altas intensidades luminosas nas horas de maior insolação comumente excedem ao necessário para a fotossíntese, gerando um estado de superexcitação dos fotossistemas, que pode ser lesivo caso o excesso de energia absorvida não seja adequadamente dissipado (Demmig-Adams & Adams 1992, Majerowicz 2004). Além disso, a baixa umidade e a alta temperatura do ar propiciam o rápido dessecação dos tecidos foliares, deixando-os ainda mais suscetíveis aos danos fotoquímicos. Os tecidos foliares podem manter-se adequadamente hidratados desde que o controle estomático e a absorção de água pelas raízes sejam eficientes (Franco *et al.* 2007). Contudo, restrições na abertura estomática, se por um lado minimizam a perda de água, por outro lado diminuem o fluxo de CO_2 para os cloroplastos, diminuindo a demanda energética para as reações fotoquímicas de fixação do CO_2 , e aumentando o risco de fotonibição.

No Cerrado, em meio a tal diversidade de combinações de clima e solo, existe uma variedade de fenologias foliares entre as espécies lenhosas: espécies decíduas, brevidécidas, semidecíduas e sempre-verdes, ocorrendo lado a lado na mesma região, fato comum também em savanas da Austrália (Choat *et al.* 2005).

Há na literatura resultados contraditórios acerca de eventuais diferenças de respostas fotossintéticas entre as plantas sempre-verdes e as decíduas ou semidecíduas. Segundo Prado & Moraes (1997), árvores decíduas produziram folhas com menor área foliar específica

(45 a 120 g.m^{-2}) que árvores sempre-verdes (101 a 268 g.m^{-2}), enquanto Araújo e Haridasan (2007) verificaram o oposto, ou seja, que as espécies sempre-verdes apresentam maior área foliar específica (54 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) do que as decíduas (67 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) e brevidécidas (83,5 $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$).

Resultados contraditórios acerca de diferenças nas taxas de assimilação de carbono em relação à fenologia foliar também são encontrados na literatura. Franco *et al.* (2005) descreveram que a assimilação de carbono relativa à massa foliar tendia a ser maior nas plantas decíduas (média de 92 $\mu\text{mol CO}_2.\text{kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$) do que nas sempre-verdes (média de 62 $\mu\text{mol CO}_2.\text{kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$), porém, Prado & Moraes (1997) não haviam detectado diferenças marcantes. Portanto, até o momento, considera-se que a eficiência de fotoassimilação de carbono esteja mais relacionada a características intrínsecas das espécies do que à fenologia foliar.

Afora a deciduidade foliar, outro meio fisiológico de promover mínima perda de água é o metabolismo CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*). Entretanto, tanto no Cerrado como na Caatinga, o metabolismo CAM é praticamente restrito às famílias Bromeliaceae, Orchidaceae e Cactaceae as quais, filogeneticamente, são conhecidas por abrigarem um grande número de espécies que realizam esse tipo de fotossíntese (Coutinho 1969). Ou seja, o déficit hídrico sazonal dos Cerrados não exerceu pressão evolutiva que favorecesse o metabolismo CAM em relação ao C_3 .

ASSIMILAÇÃO DE CARBONO

Embora o Cerrado, como em toda formação savânica, apresente um estrato herbáceo dominante, é o estrato arbóreo o que tem sido mais frequentemente estudado nos últimos anos, com relação ao perfil das respostas fotossintéticas. A tabela 1 sintetiza os parâmetros fisiológicos mais comumente verificados no campo (Johnson *et al.* 1983, Caldas *et al.* 1997, Prado & Moraes 1997, Nardoto *et al.* 1998, Franco 1998, Lemos-Filho 2000, Franco & Lüttge 2002, Franco *et al.* 2007, Rossato *et al.* 2009). Ressalta-se que os dados referem-se a plantas lenhosas C_3 . Os valores relativos às gramíneas nativas com anatomia Kranz (portanto, possivelmente C_4) não foram encontrados.

Em uma região de transição entre o Cerrado e a Mata Atlântica, perfis diferentes de respostas fotossintéticas

Tabela 1. Amplitude de parâmetros fotossintéticos encontrados entre espécies arbóreas ou arbustivas do Cerrado durante a estação chuvosa.

Parâmetro	Valores descritos
Máxima taxa de assimilação de carbono – por área foliar (A_{max})	4 a 16 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
Máxima taxa de assimilação de carbono - por massa foliar	39 a 146 $\mu\text{mol CO}_2.\text{kg}^{-1}.\text{s}^{-1}$
Ponto de compensação luminoso de A	15 a 70 $\mu\text{mol quanta}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
Ponto de saturação luminoso de A	600 a 1500 $\mu\text{mol quanta}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
Eficiência instantânea no uso da água	2 a 13 $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$
Ponto de saturação luminoso da taxa de transporte de elétrons nos fotossistemas	380 - 1000 $\mu\text{mol quanta}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
Eficiência quântica máxima	0,006 a 0,031 $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol quanta}$
Potencial hídrico de compensação fotossintética (experimentos em plantas envasadas)	-2,4 a -3,9 MPa
Condutância estomática ao vapor d'água	40 a 700 $\text{mmol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$

A, taxa de assimilação de carbono por área foliar.

relativos ao estágio sucessional foram encontrados: as árvores pioneiras desse ambiente tendem a apresentar maior taxa de assimilação de carbono e maior eficiência no uso da água que as espécies secundárias (Nogueira *et al.* 2004). Tal comparação, porém, ainda resta por ser feita com relação ao estágio sucessional do cerrado senso estrito.

Durante o período seco, existem espécies que deprimem a taxa de assimilação de carbono em até 50% (principalmente entre 12 e 14 horas, período de maior irradiância solar, temperatura mais alta e menor umidade relativa do ar), enquanto outras espécies que a mantêm inalterada (Tab. 2). Ainda, algumas espécies, como *Roupala montana* e *Qualea grandiflora*, apresentam também redução nas taxas de assimilação de carbono ao meio-dia, mesmo durante o período chuvoso. Nas espécies que apresentam redução na taxa de assimilação de carbono, comumente são mantidas altas taxas de transporte de elétrons na cadeia fotoquímica (100 a 400 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), sendo o excesso energético dissipado pela fotorrespiração e por ajustes no ciclo dos carotenóides (Franco *et al.* 2007). Não obstante, o comportamento mais comum das espécies sempre-verdes é o de apresentar redução da área foliar total na estação seca. Portanto, embora a taxa de assimilação de carbono por unidade de área foliar seja mantida, é possível que essas plantas sofram redução na capacidade diuturna de assimilação de carbono. As reservas ergásticas em caules e sistemas subterrâneos, encontradas em várias espécies, mostram-se, por um lado, uma vantagem ecologicamente competitiva e, por outro, uma perspectiva para o cultivo e utilização dessas espécies como alimentos ou matéria-prima (Johnson *et al.* 1983, Medina & Francisco 1994, Caldas *et al.* 1997, Franco 1998, Nardoto *et al.* 1998,

Eamus *et al.*, 1999, Lemos-Filho 2000, Franco & Lüttge 2002, Prado *et al.* 2004, Franco 2004, Franco *et al.*, 2007).

COMPORTAMENTO DO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

Com relação ao déficit hídrico no solo, as plantas podem ser classificadas em isoídricas e anisoídricas. As plantas isoídricas são capazes de, diante da redução na oferta hídrica do solo, reduzir a condutância estomática a um nível capaz de, simultaneamente, evitar a completa dessecação foliar e manter a assimilação de carbono. Por outro lado, as plantas anisoídricas, mesmo reduzindo a condutância estomática, apresentam redução do potencial hídrico foliar a valores que não permitem o bom funcionamento do aparato fotossintético (Tardieu & Simonneau 1998).

Assim, de modo geral, as espécies lenhosas do cerrado tais como *Blepharocalyx salicifolius*, *Caryocar brasiliense*, *Didymopanax macrocarpum*, *Erythroxylum suberosum*, *Kielmeyera coriacea*, *Miconia ferruginata*, *Roupala montana*, *Qualea parviflora*, *Sclerolobium paniculatum*, *Schefflera macrocarpa*, *Styrax ferrugineus*, *Ouratea hexasperma* se caracterizam por um comportamento isoídrico bastante peculiar: durante a estação seca, à aurora (ou seja, após a recarga noturna dos reservatórios hídricos da planta), o potencial hídrico foliar tende a ser menor que durante a estação chuvosa (-0,2 a -0,3 MPa na estação chuvosa e -0,4 a -0,7 MPa na estação seca). Porém, entre 12 e 14 horas (ou seja, no horário de máxima demanda transpiratória da planta), o potencial hídrico foliar tende a ser o mesmo (-1,4 a -1,8 MPa) nas estações seca e chuvosa (Perez & Moraes 1991a, Perez & Moraes

Tabela 2. Comportamento da assimilação de carbono por área foliar (A) de espécies lenhosas não-decíduas do Cerrado frente à estação seca em comparação à estação chuvosa.

Espécies que deprimem A na época seca	Espécies que mantêm A na época seca
<i>Annona coriacea</i> Mart.	<i>Casearia sylvestris</i> Sw
<i>Bauhinia rufa</i> Steud	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	<i>Didymopanax macrocarpum</i> Seem.
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	<i>Didymopanax vinosum</i> (Cham. & Schltdl.) March.
<i>Duguetia furfuraceae</i> (St. Hil.) B. et H.	<i>Miconia ligustroides</i> Haud.
<i>Eriotheca gracilipes</i> (Schum.) Robyns	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less) Bak.
<i>Erythroxylum campestre</i> St. Hil.	<i>Solanum lycocarpum</i> St. Hil.
<i>Erythroxylum suberosum</i> St. Hil.	<i>Styrax camporum</i> Pohl
<i>Gochnatia floribunda</i> Cabrera	<i>Vochysia elliptica</i> (Spr.) Mart.
<i>Memora axillaris</i> Bur. & K. Schum	
<i>Miconia albicans</i> (Sw) Triana	
<i>Miconia ferruginata</i> DC	
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill	
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart. ex DC.) Mez.	
<i>Roupala montana</i> Aubl.	
<i>Schefflera macrocarpa</i> (C. & S.) Seem	
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vog.	
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	
<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth.	
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn.	

1991b, Wenhui & Prado 1998, Medina & Francisco 1994, Meinzer *et al.* 1999, Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

CONTROLE ESTOMÁTICO E FLUXO DE SEIVA

Durante a estação seca, as espécies do Cerrado apresentam controle estomático sobre a transpiração. De fato, estudos em torres meteorológicas mostram que, durante a tarde, na estação seca, a vegetação como um todo começa a reduzir sua taxa de transpiração (Maitelli & Miranda 1991).

Porém, quando se trata de estudos em nível de espécies, encontra-se variação de respostas: há espécies que, durante a estação seca, mantêm, deprimem ou mesmo aumentam a taxa de transpiração (Tab. 3). *Roupala montana* é, particularmente, um caso peculiar, pois é uma espécie sempre-verde fitossociologicamente dominante e que restringe até 65% os fluxos de seiva bruta durante a estação seca (Naves-Barbiero *et al.* 2000).

No geral, as espécies que mantêm ou aumentam a taxa de transpiração são as que reduzem a área foliar total na estação seca, como *Caryocar brasiliense*, *Kielmeyera coriacea*, *Qualea parviflora* e *Styrax ferrugineus*. Por sua vez, *Erythroxylum suberosum* não só apresenta redução na área foliar total como também a taxa de transpiração por área foliar é reduzida na estação seca, enquanto *Blepharocalyx salicifolius* pode apresentar leve incremento na área foliar total na estação seca, mas reduz a taxa de transpiração (Prado *et al.* 2004, Bucci *et al.* 2005, Franco *et al.* 2005).

Na verdade, além da profundidade do sistema radicular e da capacidade fisiológica de as raízes em captar água com potenciais hídricos mais baixos, os mecanismos para o comportamento isoídrico ao meio-dia são a redução da área foliar total e/ou a redução na condutância estomática foliar, bem como a otimização da condutividade hidráulica

específica das folhas e a disponibilização da água armazenada no tronco (Bucci *et al.* 2004, 2005, 2008a).

Mattos *et al.* (1997) verificaram aumento nos valores de ^{13}C na estação seca (-14,80‰ a -20,86‰) comparativamente (-17,19‰ a -19,24‰) à chuvosa, indicando que a redução da condutância estomática foliar influencia na discriminação isotópica do carbono. Porém, Coletta *et al.* (2009) não verificaram tal discrepância entre 22 espécies do Cerrado, com uma média de ^{13}C de -30.2 ± 1.8 ‰, tanto na estação seca como na chuvosa. Esses resultados contraditórios demonstram que o Cerrado não é homogêneo, cada microambiente pode apresentar peculiaridades que influenciam no perfil sazonal de respostas fotossintéticas, mesmo que haja similaridade florística entre as diversas regiões.

Indivíduos de uma mesma espécie de Cerrado podem apresentar diferenças de valores de condutância estomática durante a estação seca, conforme tenham se estabelecido em uma área de cerradão ou de cerrado ralo. Os indivíduos que se desenvolvem em cerrado ralo demonstram um maior aumento na resistência estomática do que aqueles do cerradão (Bucci *et al.* 2008b), indicando, portanto, que o ambiente de cerrado ralo apresenta menor disponibilidade de água no solo durante a época seca do que o ambiente de cerradão (Giambelluca *et al.* 2009).

Já em relação à velocidade de fechamento estomático, as espécies do Cerrado se caracterizam, de modo geral, por velocidades baixas de fechamento estomático de folhas destacadas e, portanto, sob total déficit hídrico. As folhas de *Andira humilis*, *Annona coriacea*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Curatella americana*, *Erythroxylum suberosum*, *Erythroxylum tortuosum*, *Kielmeyera coriacea*, *Stryphnodendron barbatimao* e *Xylopia grandiflora*, quando destacadas da planta-mãe, somente demonstram fechamento estomático cerca de 30 minutos a 1 hora após o evento. Por sua vez, as espécies *Craniolaria integrifolia*

Tabela 3. Comportamento da taxa de transpiração por área foliar (E) de espécies lenhosas não-decíduas do Cerrado na estação seca em comparação à estação chuvosa.

Espécies que reduzem E	Espécies que mantêm E	Espécies que aumentam E
<i>Bauhinia rufa</i> Steud	<i>Annona coriacea</i> Mart.	<i>Andira humilis</i>
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	<i>Caryocar brasiliense</i>
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	<i>Didymopanax vinosum</i> (Cham. & Schltdl.) March.
<i>Casearia sylvestris</i> Sw	<i>Duguetia furfuracea</i> (St. Hil.) B. et H.	<i>Kielmeyera coriacea</i> (Spr.) Mart.
<i>Eriotheca gracilipes</i> (Schum.) Robyns	<i>Erythroxylum campestre</i> St. Hil.	<i>Qualea parviflora</i> Mart.
<i>Erythroxylum suberosum</i> St. Hil.	<i>Ouratea hexasperma</i> (St. Hil.) B. et H.	<i>Styrax ferrugineus</i> Ness et Mart.
<i>Gochnatia floribunda</i> Cabrera	<i>Schefflera macrocarpa</i> (C. & S.) Seem	
<i>Memora axillaris</i> Bur. & K. Schum	<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vog.	
<i>Miconia albicans</i> (Sw) Triana	<i>Styrax camporum</i> Pohl	
<i>Miconia ferruginata</i> DC	<i>Vochysia elliptica</i> (Spr.) Mart.	
<i>Miconia ligustroides</i> Haud		
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less) Bak.		
<i>Roupala montana</i> Aubl.		
<i>Solanum lycocarpum</i> St. Hil.		
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville		
<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth.		
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn.		

e *Didymopanax vinosum* são as mais rápidas, mostrando fechamento estomático parcial já nos primeiros 5 a 10 minutos após as folhas terem sido destacadas (Rawitscher & Ferri 1942, Ferri 1944, Ferri 1955, Ferri & Coutinho 1958).

No ciclo circadiano, várias espécies do cerrado apresentam abertura estomática noturna (Tab. 4) e a transpiração foliar noturna chega a representar 15% a 25% do total transpirado, sendo que o fluxo total de seiva bruta (1,2 a 8,3 kg/dia) tende a ser o mesmo na estação seca e na estação chuvosa (Labouriau *et al.* 1964, Bucci *et al.* 2005, Moreira *et al.* 2003). Tipicamente, a condutância estomática é menor ao início da noite e não chega a zero. Durante a madrugada, volta a aumentar, com o aumento do fluxo de seiva bruta no lenho (Bucci *et al.* 2004). Dessa forma, devido à transpiração, o potencial hídrico foliar à aurora, na estação seca, é menor que o potencial na estação chuvosa. As folhas não entram em equilíbrio com o potencial hídrico do solo. A provável vantagem fisiológica da transpiração foliar noturna, mesmo com a perda de carbono pela respiração foliar noturna de até $-2,0 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, seria otimizar a absorção radicular de nutrientes inorgânicos (Bucci *et al.* 2005).

Além disso, toda a estrutura do caule (lenho e casca) é capaz de armazenar certa quantidade de água, a qual é repostada durante o período noturno. Tal volume de água armazenada é mobilizado para a manutenção do potencial

hídrico foliar durante o dia. Evidentemente, durante a noite, há competição com a folhagem pelo armazenamento de água, e plantas com maior capacidade de armazenamento de água no caule tendem a apresentar folhas com menores potenciais hídricos de aurora na estação seca (Scholz *et al.* 2007).

DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO E REDISTRIBUIÇÃO HÍDRICA PELAS RAÍZES

No cerrado da região do Distrito Federal, a partir de 50 a 60 cm de profundidade, o potencial hídrico no solo na estação seca varia de -2,6 a -1,0 MPa, havendo, portanto, água disponível para as raízes (Kanegae *et al.* 2000). Evidentemente, a densidade da vegetação influi nesses valores: formações vegetais mais densas apresentam massa radicular maior, competindo e absorvendo água, de modo que os potenciais hídricos são menores do que em solos sob formações vegetais menos densas.

As espécies vegetais sempre-verdes *Didymopanax macrocarpum*, *Miconia ferruginata*, *Roupala montana* e *Sclerolobium paniculatum*, a brevidécidua *Pterodon pubescens* e a decídua *Qualea parviflora* captam água preferencialmente a 1-2 metros de profundidade, enquanto as decíduas *Dalbergia miscolobium*, *Kielmeyera coriacea* e *Qualea grandiflora* e a sempre-verde *Vochysia*

Tabela 4. Ocorrência de abertura estomática noturna nas espécies do Cerrado.

Apresentam abertura estomática noturna	Não foi detectada abertura estomática noturna
<i>Anacardium humile</i> St. Hil.	<i>Aspidosperma camporum</i> Müll.Arg.
<i>Caesia cotinifolia</i> G. Don.	<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.
<i>Curatella americana</i> L.	<i>Astronium faxinifolium</i> Schott
<i>Cyrtanthus antisiphilitica</i> Mart.	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul
<i>Epidendrum ellipticum</i> Graham (planta CAM)	<i>Connarus fulvus</i> (Planch.) Forero
<i>Eugenia dysenterica</i> DC	<i>Connarus suberosus</i> Planch.
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	<i>Dipteryx alata</i> Vog.
<i>Ouratea hexasperma</i> (St. Hil.) B. et H.	<i>Duguetia furfuracea</i> (St. Hil.) B. et H.
<i>Palicourea rigida</i> Kunth.	<i>Erythroxylum suberosum</i> St. Hil.
<i>Plenckia populnea</i> Reiss.	<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	<i>Ferdinandusa elliptica</i> Pohl.
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart. ex DC.) Mez.	<i>Kielmeyera coriacea</i> (Spr.) Mart.
<i>Roupala montana</i> Aubl.	<i>Machaerium opacum</i> Vog.
<i>Styrax ferrugineus</i> Ness et Mart.	<i>Magonia pubescens</i> St.Hil.
<i>Terminalia argentea</i> Mart. & Zucc.	<i>Protium heptaphyllum</i> March.
	<i>Pterodon pubescens</i> Benth.
	<i>Roupala brasiliensis</i> Klots
	<i>Serjania erecta</i> Radlk.
	<i>Smilax cissoideus</i> Mart. ex Griseb ¹
	<i>Strychnos pseudoquina</i> St. Hil.
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville
	<i>Sweetia lentiscifolia</i> (Schott) Benth.
	<i>Syagrus campestris</i> (Mart.) H. Wendland
	<i>Tecoma leucoxydon</i> Mart.
	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.)
	<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl
	<i>Xylopia grandiflora</i> St.Hil.
	<i>Zeyhera montana</i> Mart.

1. Provavelmente, trata-se de *Smilax goyazana*.

elliptica captam água preferencialmente a 3-4 metros de profundidade (Jackson *et al.* 1999, Scholz *et al.* 2002, Moreira *et al.* 2003). Contudo, Franco *et al.* (2005) relatou que, independentemente da fenologia foliar, as espécies lenhosas do Cerrado captam água em todos os estratos do solo.

Da mesma forma, foi verificado na estação seca que as raízes secundárias das espécies *Byrsonima crassa*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Qualea grandiflora* e *Styrax ferrugineus* apresentam fluxo reverso de seiva xilemática nos primeiros 30 cm de solo, ou seja, o fluxo de água captada pelo sistema radicular mais profundo segue, nessas raízes, o sentido da planta em direção ao solo, e não o inverso. *Byrsonima crassa* apresentou fluxo reverso durante todo o período circadiano, enquanto *Blepharocalyx salicifolius* apresentou fluxo reverso somente durante a noite (Scholz *et al.* 2002). O papel ecofisiológico que esse fenômeno exerce ainda não está bem esclarecido, e, de todo modo, o fluxo reverso não foi verificado nas espécies *Dalbergia miscolobium*, *Sclerolobium paniculatum*, *Schefflera macrocarpa* nem *Vochysia elliptica* (Scholz *et al.* 2002, Moreira *et al.* 2003).

As raízes de árvores adultas do cerrado podem atingir profundidades maiores que 8 m e captar água, horizontalmente, a mais de 12 m de distância. Árvores adultas da Amazônia também podem apresentar raízes igualmente profundas e com ampla exploração lateral (Pavlis & Jenik 2000, Sternberg *et al.* 2004). Portanto, no que tange ao estabelecimento de espécies no cerrado, um dos pontos críticos não é a profundidade em si que as raízes de árvores adultas atingem, mas a velocidade de crescimento e a profundidade que as raízes das plantas jovens conseguem atingir para captar água do solo.

De fato, as plantas jovens do ambiente Cerrado apresentam, freqüentemente, um rápido crescimento radicular em profundidade, atingindo cerca de 50 cm em menos de 10 meses (Palhares & Silveira 2007). Mesmo assim, ao final primeiro ano de vida, as raízes das plantas jovens ainda se encontram em camadas de solo em que há redução da disponibilidade hídrica na estação seca a valores abaixo de -2,5 MPa, e, portanto, fora da faixa fisiológica de muitas espécies vegetais. Dessa forma, adaptações das plantas jovens das espécies de Cerrado incluem a capacidade de entrar em dormência e/ou de manter a fotossíntese em taxas mais baixas sob tal redução do potencial hídrico foliar (Sato & Moraes 1992, Prado *et al.* 1994, Rocha & Moraes 1997, Sassaki *et al.* 1997, Kanegae *et al.* 2000).

No entanto, existem diferenças florísticas e fitossociológicas entre os estratos de regeneração e adulto dos Cerrados: as espécies dominantes fitossociologicamente estão presentes em ambos os tipos de estratos, mas há espécies encontradas apenas nos estratos de regeneração e outras, nos estratos adultos (Medeiros *et al.* 2007), ou seja, mesmo o estabelecimento de espécies vegetais no Cerrado se relaciona a uma grande variedade de estratégias.

CONCLUSÕES

O Cerrado mostra-se como um ambiente não apenas rico em espécies e endemismos, mas sim pródigo em uma vasta gama de respostas adaptativas aos estresses sazonais. Embora a água esteja disponível durante a estação seca nas camadas mais profundas do solo, as espécies lenhosas variam quanto a sinais de déficit hídrico: algumas espécies mostram nítidos sinais de estresse, enquanto outras mantêm o desempenho fotossintético como se continuassem na estação chuvosa. Assim, em termos gerais, as espécies do Cerrado apresentam um gradiente de respostas que vai da deciduidade (ou seja, estresse hídrico significativo) ao aumento da área foliar durante a estação seca (ou seja, plena captação da água do solo).

Além disso, a marcante transpiração noturna de várias espécies e a redistribuição hídrica pelas raízes dos vegetais mostra que o microambiente do Cerrado é bastante dinâmico, onde a vegetação exerce um efeito modulador sobre as características do ambiente (Goldstein *et al.* 2008).

Apesar da extensa literatura revisada, poucos trabalhos focando a dinâmica de respostas do estrato herbáceo foram encontrados. De fato, as espécies que o compõem são, na maioria, gramíneas decíduas, porém, ainda há muito por se pesquisar acerca das demais espécies.

REFERÊNCIAS

- AMORIM, P.K. & BATALHA, M.A. 2006. Soil characteristics of a hyperseasonal cerrado compared to a seasonal cerrado and a floodplain grassland: implications for plant community structure. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2b): 661-670.
- ARAÚJO, J. & HARIDASAN, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 30: 533-542.
- BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., CAMPANELLO, P. & SCHOLZ, F.G. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19: 296-304.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., HOFFMANN, W.A., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., GIAMBELLUCA, T. & MIRALLES-WILHELM, F. 2008b. Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148(6-7): 839-849.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., CAMPANELLO, P.I., VILLALOBOS-VEGA, R., BUSTAMANTE, M. & MIRALLES-WILHELM, F. 2006. Nutrient availability constraints the hydraulic architecture and water relation of savannah trees. *Plant, Cell and Environment*, 29: 2153-2167.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., ZHANG, Y. & HAO, G. 2008a. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20: 233-245.
- BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., HINOJOSA, J.A., HOFFMAN, W.A. & FRANCO, A.C. 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, 24: 1119-1127.
- CALDAS, L.S., LÜTTGE, U., FRANCO, A. C. & HARIDASAN, M. 1997. Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the Brazilian cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9(1): 1-7.

- CARDOSO-LEITE, E., PAGANI, M.I., MONTEIRO, R. & HAMBURGUER, D.S. 2005. Ecologia da paisagem. *Acta Botanica Brasílica*, 19(2): 233-244.
- CIANCARUSO, M.V. & BATALHA, M.A. 2009. Short-term community dynamics in seasonal and hyperseasonal cerrados. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 231-240.
- COLETTA, L.D., NARDOTO, G.B., LATANSIO-AIDAR, S.R., ROCHA, H.R., AIDAR, M.P.M. & OMETTO, J.P. 2009. Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a cerrado ecosystem, south-eastern Brazil. *Scientia Agrícola*, 66: 467-475.
- COSTA, I.R. & ARAÚJO, F.S. 2007. Organização comunitária de um cerrado sensu strictu no Bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasílica*, 21(2): 281-292.
- COUTINHO, L.M. 1969. Novas observações sobre a ocorrência do Efeito de DeSaussure e suas relações com a suculência, temperatura folhear e os movimentos estomáticos. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica*, 24: 77-102.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43: 599-626.
- EAMUS, D., MYERS, B., DUFF, G. & WILLIAMS D. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology*, 19: 665-671.
- FELFILI, J.M., HILGBERT, L.F., FRANCO, A.C., SOUSA-SILVA, J.C., RESENDE, A.V. & NOGUEIRA, M.V. 1999. **Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* sob diferentes níveis de sombreamento em viveiro.** *Revista Brasileira de Botânica*, 22(supl. 2): 297-301.
- FERRI, M.G. 1944. Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica*, 4: 161-224.
- FERRI, M.G. 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica*, 12: 7-170.
- FERRI, M.G. & COUTINHO L.M. 1958. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP – Botânica*, 15: 101-150.
- FRANCO, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*, 136: 69-76.
- FRANCO, A.C. 2004. Estratégias funcionais de plantas lenhosas das savanas do Brasil Central: relação ao déficit hídrico e ao regime luminoso. In: CABRERA, H.M. (ed). *Fisiologia Ecológica em Plantas, Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas* Valparaíso (Chile): EUV.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., KOZOVITS, A.R., RUNDEL, P. & CORADIN, V.T. 2005. Leaf functional trait of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19: 326-335.
- FRANCO, A.C. & LÜTTGE U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂, assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, 131: 356-365.
- FRANCO, A.C., MATSUBARA, S. & ORTHEN, B. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, 27: 717-725.
- GIAMBELLUCA, T.W., SCHOLZ, F., BUCCI, S., MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G., HOFFMANN, W.A., FRANCO, A.C. & BUCHERT, M.P. 2009. Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149: 1365-1376.
- GOLDSTEIN, G., MEINZER, F., BUCCI, S., SCHOLZ, F., FRANCO, A. & HOFFMAN, W. 2008. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology*, 28: 395-404.
- JACKSON, P.C., MEINZER, F.C., BUSTAMANTE, M., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A.C., RUNDEL, P.W., CALDAS, L., IGLER, E. & CAUSIN F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian cerrado ecosystem. *Tree Physiology*, 19: 717-724.
- KANEGAE, M., BRAZ, V. & FRANCO, A.C. 2000. Efeitos da seca sazonal e da disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(4): 457-466.
- LABOURIAU, L.G., VÁLIO, I.F.M., MAGALHÃES, A.C. & FRANCO, C.M. 1964. Nota sobre a abertura estomática noturna em plantas dos cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 36(4): 465-477.
- LEMOES-FILHO, J.P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado na estação seca e na estação chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1): 45-50.
- LEMOES-FILHO, J.P., GOULART, M.F. & LOVATO, M.B. (2004). Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Styphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrader.) Schrad. ex DC. (Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica*, 27(3): 527-532.
- MAITELLI, G.T. & MIRANDA, A.C. 1991. Evapotranspiração e fluxos de energia no cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 63(3): 265-272.
- MATTOS, E.A., REINERT, F. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Comparison of carbon isotope discrimination and CO₂ and H₂O gas exchange between the dry and the wet season in leaves of several cerrado woody species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9(2): 77-82.
- MAZZEI, L., FELFILI, J.M., REZENDE, A., FRANCO, A.C. & SOUSA-SILVA, J.C. 1998. Crescimento de plântulas de *Schefflera morototoni* em diferentes níveis de sombreamento no viveiro. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, 3: 27-36.
- MEDEIROS, M.M., FELFILI, J.M. & LIBANO, A.M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Cerne*, 13: 291-298.
- MEDINA, E. & FRANCISCO, M. 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology*, 14: 1367-1381.
- MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G., FRANCO, A.C., BUSTAMANTES, M., IGLER, E., JACKSON, P., CALDAS, L. & RUNDEL, P.W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology*, 13(2): 273-282.
- MISTRY, J. 2000. *World savannas: ecology and human use*. London: Prentice Hall. 344 p.
- MOREIRA, M.Z., SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., STERNBERG, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C. & FRANCO, A.C. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology*, 17: 573-581.
- NARDOTO, G.B., SOUZA, M.P. & FRANCO, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 313-319.
- NAVES-BARBIERO, C.C., FRANCO, A.C., BUCCI, S.J. & GOLDSTEIN G. 2000. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12(2): 119-134.
- NOGUEIRA, A., MARTINEZ, C.A., FERREIRA, L.L. & PRADO, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica*, 42(3): 351-356.
- PALHARES, D. & SILVEIRA, C.E.S. 2007. Aspectos morfológicos de plantas jovens de *Brosimum gaudichaudii* produzidas em condições alternativas de cultivo. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 9(1): 93-96.
- PAVLIS, J. & JENIK, J. 2000. Roots of pioneer trees in the Amazonian rain forest. *Trees*, 14: 442-455.
- PEREZ, S.C. & MORAES, J.A. 1991a. Curso diário e sazonal da água e da condutância estomática em espécies de cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*, 51(4): 805-811.
- PEREZ, S.C. & MORAES, J.A. 1991b. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos es-

- tratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 3(1): 27-37.
- PRADO, C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33(1): 103-112.
- PRADO, C.H.B.A., MORAES, J.A.P.V. & MATTOS, E.A. 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorfii*. *Photosynthetica*, 30(2): 207-213.
- PRADO, C.H.B.A., WENHUI, Z., ROJAS, M.H.C. & SOUZA, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 16(1): 7-16.
- RAMOS, K., FELFILI, J.M., SOUSA-SILVA, J.C., FRANCO, A.C. & FAGG, W. 2002. Desenvolvimento inicial de mudas de *Curatella americana* L. em diferentes condições de sombreamento em viveiro. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, 9:23-34.
- RAWITSCHER, F. 1948. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *Journal of Ecology*, 36(2): 237-268.
- RAWITSCHER, F. & FERRI, M.G. 1942. Observações sobre a metodologia para o estudo da transpiração cuticular em plantas brasileiras, especialmente *Cedrella fissilis*. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras da USP 28 – Botânica*, 3: 115-139.
- RAWITSCHER, F., FERRI, M.G. & RACHID, M. 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 15(4): 267-294.
- REZENDE, A.V., SALGADO, M.A.S., FELFILI, J.M., FRANCO, A.C., SOUSA-SILVA, J.C., CORNACHIA, G. & SILVA, M.A. 1998. Crescimento e repartição de biomassa em plântulas de *Cryptocaria ascheroniana* submetidas a diferentes regimes de luz em cativeiro. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, 2: 19-34.
- ROCHA, A.M.S. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9(1): 43-48.
- RONQUIM, C., PRADO, C.H. & PAULA, N.F. 2003. Growth and photosynthetic capacity in two woody species of cerrado vegetation under different radiation availability. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46(2): 243-252.
- ROSSATO, D.R., HOFFMANN, W.A. & FRANCO, A.C. 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasiliensis*, 23: 499-508.
- RUGGIERO, P.G.C., PIVELLO, V.R., SPAROVEK, G., TERAMOTO, E. & PIRES-NETO, A.G. 2006. Relação entre solo, topografia em área de cerrado. *Acta Botanica Brasiliensis*, 20(2): 383-394.
- SALGADO, M.A., REZENDE, A.V., FELFILI, J.M., FRANCO, A.C. & SOUSA-SILVA, J.C. 2001. Crescimento e repartição de biomassa em plântulas de *Copaifera langsdorfii* submetidas a diferentes níveis de sombreamento em viveiro. *Brasil Florestal*, 70:13-21.
- SASSAKI, R.M., MACHADO, E.C., LAGOA, A.M.M.A. & FELIPPE, G.M. 1997. Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 9(2): 83-87.
- SATO, A. & MORAES, J.A.P.V. 1992. O efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO₂ gasoso em plantas jovens de espécies do cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 35(4): 763-775.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C. & FRANCO, A.C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, 22: 603-612.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C. & MIRALLES-WILHELM, F. 2006. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology*, 27: 551-559.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C. & MIRALLES-WILHELM, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment*, 30: 236-248.
- SCHULZE E.D. 1986. Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology*, 37: 247-274.
- STERNBERG, L.S.L., BUCCI, S., FRANCO, A.C., GOLDSTEIN, G., HOFFMAN, W.A., MEINZER, F.C., MOREIRA, M.Z. & SCHOLZ, F. 2004. Long range lateral root activity by neo-tropical savanna trees. *Plant and Soil*, 270: 169-178.
- TARDIEU, F. & SIMONNEAU, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49(supl.): 419-432.
- WENHUI, Z. & PRADO, C.H.B. 1998. Water relations balance parameters of 30 woody species from Cerrado vegetation in the wet and dry season. *Journal of Forestry Research*, 9: 233-239.